

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ ЩУКИ (*Esox lucius* L.) ИЗ НЕКОТОРЫХ РЕК РОССИИ

© 2024 г. Л. Т. Бачевская¹, В. В. Переверзева^{1,*}, А. А. Примак¹, Г. А. Агапова¹

¹Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук,
Магадан, 685000 Россия

*e-mail: vvpereverzeva@mail.ru

Поступила в редакцию 10.04.2024 г.

После доработки 17.06.2024 г.

Принята к публикации 02.07.2024 г.

Получены данные о строении и изменчивости нуклеотидной последовательности гена цитохрома *b* mtДНК обыкновенной щуки *Esox lucius* L. из рек Колымского, Волжского, Донского бассейнов и р. Анадырь. Обнаружены уникальные гаплотипы, указывающие на ограниченный поток генов между исследованными популяциями. Щука из рек Волга и Анадырь имеет высокий уровень генетического разнообразия. Низкие значения этого показателя отмечены в некоторых популяциях Колымского и Донского бассейнов. Филогенетический анализ нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* показал наличие трех генетических линий А, Б, В, имеющих общий корень происхождения. Высокий уровень дифференциации выделенных линий, по-видимому, обусловлен длительной репродуктивной изоляцией обыкновенной щуки в нескольких рефугиумах, которые были источником для циркумполярного распространения этого вида.

Ключевые слова: обыкновенная щука, *Esox lucius* L., митохондриальная ДНК (mtДНК), ген цитохрома *b* (*cytb*), генетическая изменчивость, филогенетический анализ.

DOI: 10.31857/S0016675824120068 **EDN:** WAKVGV

В истории раннекайнозойской пресноводной ихтиофауны Северного полушария, по мнению Е. К. Сычевской (1975) [1], Esocidae занимают особое место, будучи единственным семейством класса костных рыб, известным с эоценом на всех трех голарктических материках. Открытие и изучение новых форм щуковидных в палеоген – неогене Евразии и Северной Америки [1–4] привели к реконструкции достаточно сложной картины расселения этой группы. Одна из гипотез предлагала считать центром происхождения Esocidae Северную Азию, откуда они проникли в Европу в середине олигоцена. Предположительно на рубеже олигоцена – миоцена могла произойти первая миграция щуковых в Америку [1, 5, 6]. В дальнейшем активные тектонические движения, оледенения, происходившие в Евразии, изменили характер водоемов. Озерно-болотные сменились озерно-речными водоемами [7, 8], а климатические изменения и оледенения, по-видимому, привели к обеднению фауны Esocidae. Возникшая к тому времени в Европе и расселившаяся в Азии в конце позднего плиоцена *E. lucius* L. вытеснила олигоцен-миоценовую фауну азиатских щук. Вероятно, в дальнейшем *E. lucius* L. проникла в водоемы Северной Америки

через Берингию [1, 4, 9]. Другая гипотеза о североамериканском происхождении Esocidae [10] получила наиболее широкое распространение после сенсационной находки в Западной Канаде *E. Tietmani*, датированной плиоценом [4], что значительно отодвинуло момент первого появления щук в данном регионе. Несмотря на это, М. В. Wilson [4] не исключал распространение щук из Евразии через Берингийскую сушу, а также допускал их автохтонное возникновение в Северной Америке или возможность проникновения в раннем палеогене из Европы. Обыкновенная щука *E. lucius* L. впервые достоверно отмечена в Европе в конце позднего плиоцена, а в Северной Америке – лишь с плейстоцена [1, 5], имеет циркумполярное распространение. Несомненно, ее расселение связано с похолоданием в бореальной области Северного полушария, что дало большие экологические преимущества этому холодолюбивому виду. Надо отметить, что обыкновенная щука обладает способностью адаптироваться к весьма разнообразным условиям обитания, и это способствовало ее экспансии и широкому географическому распространению. Ее экологическая пластичность – важный биологический фактор, позволивший виду освоить

целый ряд водоемов, расположенных в суровых климатических условиях северо-востока России, включая Чукотский автономный округ. При этом необходимо обратить внимание, что щука населяет водоемы региона мозаично и имеет прерванный ареал. Она отсутствует в водоемах южного побережья Чукотки, а в бассейнах рек Колыма и Анадырь широко распространена [11–14]. Экология вида, обитающего в этих водоемах, хорошо изучена [11, 12, 15–21]. Молекулярно-генетические исследования обыкновенной щуки из рек данного региона до недавнего времени не проводились. Но уже на первых этапах изучения mtДНК этого вида была отмечена дифференциация популяций из Колымского и Анадырского бассейнов и вместе с тем показана общность их происхождения [22]. Молекулярно-генетический анализ популяций из рек Колымского и Анадырского бассейнов выявил высокий уровень межгрупповой изменчивости и позволил сделать вывод о длительном периоде их изоляции при отсутствии возможности обмена генофондом [23]. С привлечением данных GenBank была проведена оценка эволюционного возраста митохондриального генофонда щуки из изученных

водоемов [23]. Приведенные выше сведения показали информативность исследований гена *cytb* обыкновенной щуки и обоснованность продолжения исследования с учетом слабой изученности полиморфизма генов mtДНК вида, населяющего не только северо-восточную, но и европейскую часть России. Таким образом, была расширена география исследований щуки, а целью работы стали определение генетической изменчивости гена *cytb* обыкновенной щуки из рек Волжского, Донского, Колымского и Анадырского бассейнов и анализ родственных внутривидовых взаимоотношений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

С использованием молекулярно-генетических методов исследованы восемь выборок обыкновенной щуки из некоторых рек России (рис. 1). Биологический материал щук из рек Волжского, Донского и Колымского бассейнов взят из коллекции ИБПС ДВО РАН, находящейся в лаборатории ихтиологии. ДНК выделяли из фрагментов плавников рыб, хранившихся в 96%-ном этиловом спирте. Для работы также использованы уже

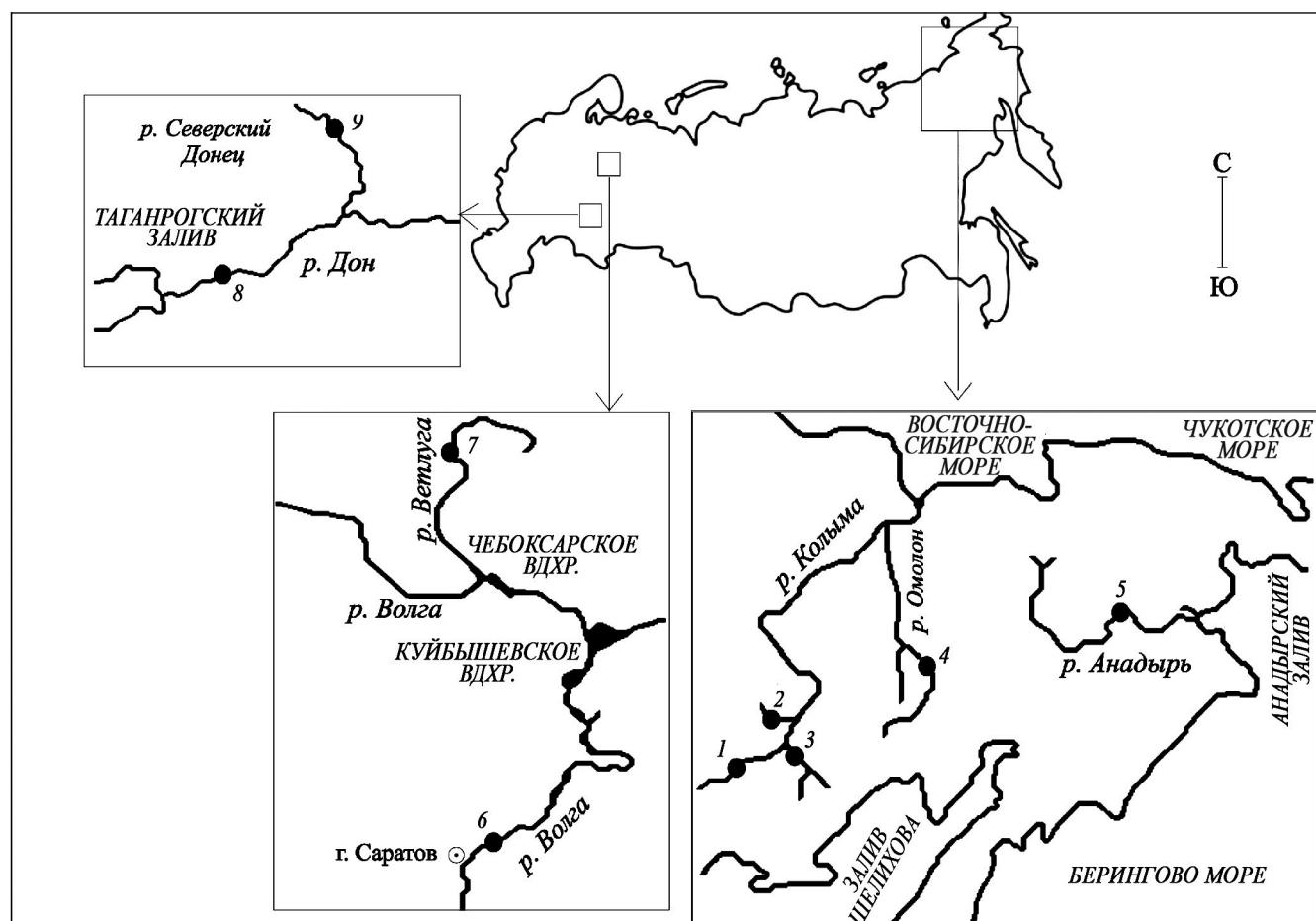


Рис. 1. Карта-схема района сбора материала. 1 – Колымское водохранилище, 2 – р. Эльген, 3 – р. Буюнда, 4 – р. Омолон, 5 – р. Анадырь, 6 – р. Волга, 7 – р. Ветлуга, 8 – р. Дон, 9 – р. Северский Донец.

опубликованные данные по генетическому разнообразию щуки из рек Колымского бассейна и р. Анадырь [22, 23]. Выделение тотальной ДНК, амплификацию нуклеотидной последовательности гена *cytb*, очистку продукта полимеразной цепной реакции и секвенирование полной нуклеотидной последовательности проводили с применением методик, представленных ранее [22]. Ген *cytb* картировали относительно полной нуклеотидной последовательности mtДНК обыкновенной щуки *Esox lucius* L., GenBank, NC004593 [24]. Обнаруженные нуклеотидные последовательности депонированы в GenBank. Их выравнивание и анализ проводили с использованием пакета программ MEGA 10.0.2.74 [25] и ARLEQUIN ver. 3.5 [26]. Соответствие характера нуклеотидных замен гипотезе нейтральности (для исследованного маркера) в выборках щуки определяли с помощью тестов D F. Tajima и *F_s* Y.-X. Fu [27–29]. Детекция филогенетических связей гаплотипов гена *cytb* проводилась с использованием пакета программ MEGA 10.0.2.74 [25]. Для построения дендрограммы филогенетических отношений были привлечены нуклеотидные последовательности гена *cytb* обыкновенной щуки из GenBank [30, 31] и использована бипараметрическая модель дистанций Кимуры, учитывающая разную вероятность транзиций и трансверсий [25]. Дендрограмма гаплотипов гена *cytb* построена на основе метода максимального правдоподобия (ML). Оценка узлов ветвления определялась бутстреп-методом (1000 итераций). Для построения медианных сетей применяли алгоритм MJ (Median-Joining) программы Network 4.5.1.0 [32]. В качестве внешней группы использована последовательность нуклеотидов гена *cytb* амурской щуки *Esox reicherti*, GenBank, AY497444 [24].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ ранее полученных [22, 23] и новых нуклеотидных последовательностей гена *cytb* обыкновенной щуки (рис. 2) показал наличие небольшого числа вариабельных позиций от общей его длины. Для популяций из рек Эльген, Буюнда, Омолон, Анадырь и Колыма оно составило 0.44%, равно как и для популяций из рек Волга, Ветлуга, Дон и Северский Донец. С учетом представленных в GenBank образцов нуклеотидных последовательностей гена *cytb* вида из водоемов России, Европы и Северной Америки число вариабельных позиций возросло и стало более значимым (4.04%). Среднее число попарных различий между нуклеотидными последовательностями [25] изученного гена щуки составило 0.4%, хотя интервал различий более широк (0–1.1%). Анализ мутаций, обнаруженных в нуклеотидных последовательностях гена *cytb* щуки из исследованных популяций, позволил отметить три транзиции в первой, две – во второй и шесть – в третьей позиции кодона. Таким образом, число

замен в третьем положении кодона изученного гена в 2 раза превысило таковое в первом положении. Известно, что третий нуклеотид большинства кодонов в транслируемых участках гена наиболее вариабелен из-за вырожденности кода [33]. Анализ, проведенный с учетом представленных в GenBank образцов нуклеотидных последовательностей гена *cytb* вида из водоемов России, не внес изменений в соотношение транзиций по третьей и первой позициям кодона изученного гена. В то же время было отмечено, что число транзиций в исследованных нуклеотидных последовательностях значительно больше, чем трансверсий (23 : 1), что вполне объяснимо [34, 35].

Продолжение исследований обыкновенной щуки из водоемов Колымского бассейна показало, что увеличение количества изученных особей не привело к обнаружению новых гаплотипов, а лишь незначительно изменило частоту распределения обнаруженных ранее (табл. 1). Идентичная картина наблюдалась в процессе изучения щуки из р. Анадырь. Таким образом, в выборках из водоемов Колымского бассейна и р. Анадырь обнаружено шесть гаплотипов. Молекулярно-генетический анализ образцов щуки из рек Волга, Ветлуга, Дон, Северский Донец позволил отметить полиморфизм и выделить также шесть вариантов нуклеотидной последовательности гена *cytb*, представленных на рис. 2. При этом следует подчеркнуть, что гаплотип Ecb1 в большинстве случаев имел высокую частоту распространения (табл. 1). В то же время обращает на себя внимание тот факт, что все гаплотипы, отмеченные у щуки из рек Волжского бассейна, не встречались в исследованных ранее популяциях. Они являются уникальными, наряду с вариантом Ecb6, который обнаружен только у омолонской щуки (табл. 1). Наличие уникальных гаплотипов, по-видимому, указывает на ограниченный поток генов между популяциями. Важно отметить, что щука из р. Ветлуги (приток р. Волги) характеризуется лишь двумя гаплотипами, тогда как у рыб в р. Волге их обнаружено пять и лишь один для них общий (табл. 1). По исследованному маркеру щука из рек Дон и Северский Донец представлена одним гаплотипом Ecb1. Все варианты нуклеотидной последовательности гена *cytb* обыкновенной щуки из рек Волга, Ветлуга, Дон и Северский Донец депонированы в GenBank (OQ547794 – OQ547797). Ряд исследованных нами популяций находятся на большом географическом удалении друг от друга. Они обладают разным набором гаплотипов, при этом для всех характерен невысокий уровень гаплотипического разнообразия (табл. 2). Остается неизвестным, связана ли низкая гаплотипическая изменчивость с малым эффективным размером исследованных популяций или она отражает исторические и демографические особенности их формирования. В то же время, бесспорно, что гаплотип

							1 1111111
		11111122	2233344444	5555677777	778999999990	0000111	
		4622566804	7801246778	1129301245	78311467891	3578134	
		6703325393	9718715170	3488054683	16727870874	0782410	
							ЛИНИЯ А
Ecb1	KT203375	GGCGATCAGT	CTGTCTCGCG	TAAC TG CACA	TGGATTT CG TT	GGGTTAT	
Ecb2	KT203376	C..
Ecb3	KT203377	T
Ecb4	KT203378	A..
Ecb5	KT203379	G
Ecb6	KU659805	G..
Ecb7	OQ547794	T.. T..	
Ecb8	OQ547795	C	
Ecb9	OQ547796	C.
Ecb10	OQ547797	T..	
KM281456	р. Волга	A..
KM281465	р. Таз	A	
KM281466	р. Таз	A	G..
AY497446	Канада	A..
AY497445	Канада	G	
KM281477	Дунай	C
KM281463	Швеция	G	
KM281462	Швеция	A	C
KM281461	р. Урал	T	
KM281459	Швеция	A	
KM281458	р. Кура	T ..	A	
KM281468	оз. Гурон США	C	
KM281464	р. Урал	A ..	
KM281460	р. Урал	C	A..
KM281457	оз. Гурон США	
AY497453	оз. Онтарио США	A	
ЛИНИЯ Б							
AY497451	Германия	T ..	T ..	A ..	C.G ..	T ..
AY497452	р. Нева	T ..	T ..	A	T ..
KM281475	Аляска	T ..	T ..	A	T ..
KM281474	Азорские о-ва	T ..	T ..	A	T ..
KM281473	Азорские о-ва	T ..	T ..	A	T ..
KM281472	Швеция	T ..	T ..	A	T ..
AP004103		T ..	T ..	A ..	T ..	T ..
ЛИНИЯ В							
KM281478	Дунай	AG ..	T	T ..
KM281476	Дунай	A ..	T	T ..
KM281467	Дунай	A ..	T	T ..
		C.AC.C
		C.AC
		CAAC

Рис. 2. Нуклеотидные последовательности гена цитохрома *b* обыкновенной щуки из рек северо-востока России и варианты, представленные в GenBank. Сайты замен показаны от начала гена цитохрома *b* мтДНК.

Ecb1 гена *cytb*, преобладающий в большинстве из них, распространен как в европейских, так и в североамериканских популяциях щуки. Носители его обнаружены по Голарктическому региону, что свидетельствует о трансконтинентальном расселении вида [23, 30, 31].

Рассчитаны индексы молекулярного разнообразия, необходимые для анализа внутривидовой дифференциации и истории становления изученных популяций щуки (табл. 2). Среди популяций, входящих в чукотскую группу, выделяется анадырская щука, которая имеет более высокие индексы молекулярного разнообразия (табл. 2) по

сравнению с популяциями вида из рек Колымского бассейна. Щука из р. Анадырь, по-видимому, благополучно пережила сложные изменения рельефа и гидросети Чукотки. Наиболее драматичной была история развития р. Колымы [13, 36–41]. Возможно, именно это привело к снижению генетического разнообразия щуки Колымского бассейна. Восполнение разнообразия за счет мигрантов из обширного водоема, существовавшего в плиоцен-раннечетвертичную эпоху в пределах Среднесибирского плоскогорья, было нарушено из-за нового водораздела в виде Новосибирских островов [42, 43]. За счет мигрантов из р. Анадырь оно также

Таблица 1. Частота распределения гаплотипов гена *cyp19at1* мтДНК в популяциях обыкновенной щуки из водоемов России

Водоем, (число особей)	Ecb1	Ecb2	Ecb3	Ecb4	Ecb5	Ecb6	Ecb7	Ecb8	Ecb9	Ecb10	KM281456
Буюнда (42)	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Эльген (29)	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Омолон (14)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Колымское водохранилище (30)	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Анадырь (51)	0.6735	0.1633*	0.0408	0.0408**	0.0816	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Волга (31)	0.7097	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1290	0.0968	0.0	0.0323	0.0323
Ветлуга (8)	0.7500	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2500	0.0	0.0
Дон (11)	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Северский Донец (4)	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

Примечание. С учетом гаплотипов из базы GenBank: * – KM281469, ** – KM281470.

Таблица 2. Индексы молекулярного разнообразия гена *cytb* mtДНК в исследованных популяциях обыкновенной щуки

Водоем	<i>N</i>	<i>V</i>	$Pi \pm SD$	$\pi \pm SD$	$h \pm SD$	$D (P)$	$F_S (P)$
Буюнда	42	0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
Эльген	29	0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
Омолон	14	0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
Колымское водохранилище	30	0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
Колымский бассейн в целом	115	2	0.21571 ± 0.26125	0.0002 ± 0.0003	0.2157 ± 0.0462	0.1641 (0.7430)	0.71401 (0.4340)
Анадырь ¹	51	4	0.6337 ± 0.5039	0.00056 ± 0.0005	0.5498 ± 0.0719	-0.64878 (0.2900)	-1.33262 (0.2220)
Волга ²	31	10	0.7742 ± 0.5810	0.00068 ± 0.00057	0.4839 ± 0.1012	-1.03191 (0.1770)	-1.26884 (0.1400)
Ветлуга	8	1	0.4286 ± 0.4286	0.00038 ± 0.00043	0.4286 ± 0.1687	-0.3335 (0.7900)	0.53626 (0.3980)
Дон	11	0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
Северский Донец	4	0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0

Примечание. *N* – количество особей в выборке; *V* – число вариабельных сайтов в нуклеотидной последовательности гена *cytb*; Pi – среднее число поларных различий между гаплотипами; π – нуклеотидное разнообразие; *h* – гаплотипическое разнообразие; SD – стандартное отклонение; показатели рассчитаны с учетом гаплотипов из базы GenBank.¹ – KM281469, KM281470, ² – KM281456; *D* – коэффициент теста Tajima; F_S – коэффициент теста F_u .

не могло быть восстановлено, так как связь между этими водоемами была нарушена и более не возобновлялась.

Всю гидографическую сеть европейской части бывшего СССР, по-видимому, следует рассматривать (с точки зрения возможности расселения рыб) как единую водную систему, так как только такой подход объясняет сходство видового состава в реках [44]. Формирование долин крупных рек европейской части России, к которым относятся Волга и Дон, происходило в разные геологические периоды. Река Дон имеет сложную картину развития, начиная с границ олигоцена [45]. Не менее сложную историю имеет р. Волга, которую принято считать более молодой по происхождению. Развитие и формирование этих водоемов тесно связано с эпохами неоднократных материковых оледенений и с динамикой (в период трансгрессий и регрессий) существовавших на юге Русской равнины морей и крупных пресных водоемов [45–48]. В процессе сложных геологических перестроек неизбежно снижение внутривидового и внутрипопуляционного генетического разнообразия. Анализ молекуллярно-генетических данных по щуке из рек Волга и Ветлуга показал более высокие значения генетического разнообразия (табл. 2), чем отмеченные для других исследованных популяций вида. Возможно, они избежали разрушительного геологического воздействия на их генетическое разнообразие, и/или для его восстановления было достаточно времени и источников для сохранения и реколонизации. Длительное обитание в динамичных условиях рефugiумов приводит к повышению генетического и фенотипического разнообразия их обитателей [31, 49, 50]. Одним из наиболее крупных рефugiумов являлся Понто-Каспий, в который впадали несколько рек, среди которых Волга и Урал. Следует отметить, что наряду с волжской популяцией уральская щука также имеет высокие показатели нуклеотидного разнообразия гена *cytb* [31, 51, 52]. Возможно, высокий уровень генетического разнообразия щуки из этих водоемов был предопределен тесной связью с указанным рефugiумом. Для анализа полученных данных на селективную нейтральность [27–29] использовали не только *D*-параметр Таджими, но и *Fs*-параметр Фу-теста, так как статистическая сила первого может ограничиваться за счет влияния демографических событий и отбора [28, 53]. Для волжской, ветлужской и анадырской популяций были отмечены отрицательные значения, которые статистически незначимы (табл. 2). По-видимому, наблюдаемый состав генофонда этих популяций щуки сформировался в результате синergии ряда процессов, таких как эффект основателя и отбор.

На протяжении четвертичного периода реки Русской равнины меняли направление течения, соединяясь то с одними, то с другими водоемами.

В дорисское время бассейн верхней Волги входил в состав рек Воронеж – Дон. В дальнейшем они потеряли естественную связь [44, 45, 48]. Учитывая это, можно было бы ожидать схожесть генетического разнообразия щуки из рассматриваемых рек. Однако полученные данные не подтверждают этот тезис. Популяции вида из Волжского и Донского бассейнов существенно отличаются показателями генетического разнообразия, а также индексами на селективную нейтральность (табл. 2). Отмеченный низкий уровень генетического разнообразия в популяциях Донского бассейна, вероятно, в значительной мере связан с его геологическими перестройками, включая последний ледниковый максимум (20–23 тыс. л. н.) и голоценовый период [54, 55]. Последствия оледенения в сочетании с эффектом основателя и стохастическими процессами (дрейф генов), по-видимому, привели к существенному снижению генетического разнообразия этих популяций. Для его восстановления в условиях ограниченного потока генов необходимо длительное время. Отмеченный факт, по-видимому, усугубляется еще и демографическими особенностями щуки, которая имеет низкий эффективный размер популяции [56].

Результаты филогенетического анализа показали наличие трех отчетливо выраженных линий – А, Б и В (рис. 3) в медианной сети (MJ-алгоритм). Следует подчеркнуть, что в линии Б обнаружены транзиции C165T, C279T, G471A, а для линии В характерны транзиции G123A, C327T, T771C (рис. 2). На основании отмеченных особенностей весьма осторожно можно предположить, что эти мутации могут быть генетическими маркерами линий Б и В. Однако только дальнейшее накопление материалов позволит утвердить или отвергнуть данное предположение. Существование филогенетических линий подтверждено анализом *p*-дистанций между нуклеотидными последовательностями гена *cytb*, который показал высокий уровень статистической значимости различий между линиями А и Б, $P < 0.001$, между линиями Б и В ($P < 0.05$). На основании *p*-дистанций построена дендрограмма сходства (рис. 4) и выделены кластеры, имеющие высокие значения бутстреп-индексов (74, 84, 87% соответственно), свидетельствующие, по-видимому, о длительной репродуктивной изоляции щуки из этих линий. Рассматриваемые генетические линии имеют общий корень происхождения, при этом А, Б появились вследствие бифуркации линии В (рис. 3). Последняя характеризуется относительно небольшим разнообразием гаплотипов, имеющих ограниченную географию распространения (р. Дунай). Проводимые ранее исследования показали, что регион Дуная был важным рефugiумом во время плейстоценовых оледенений [10]. Учитывая, что линии А и Б произошли от общего предка из генетической линии В, можно

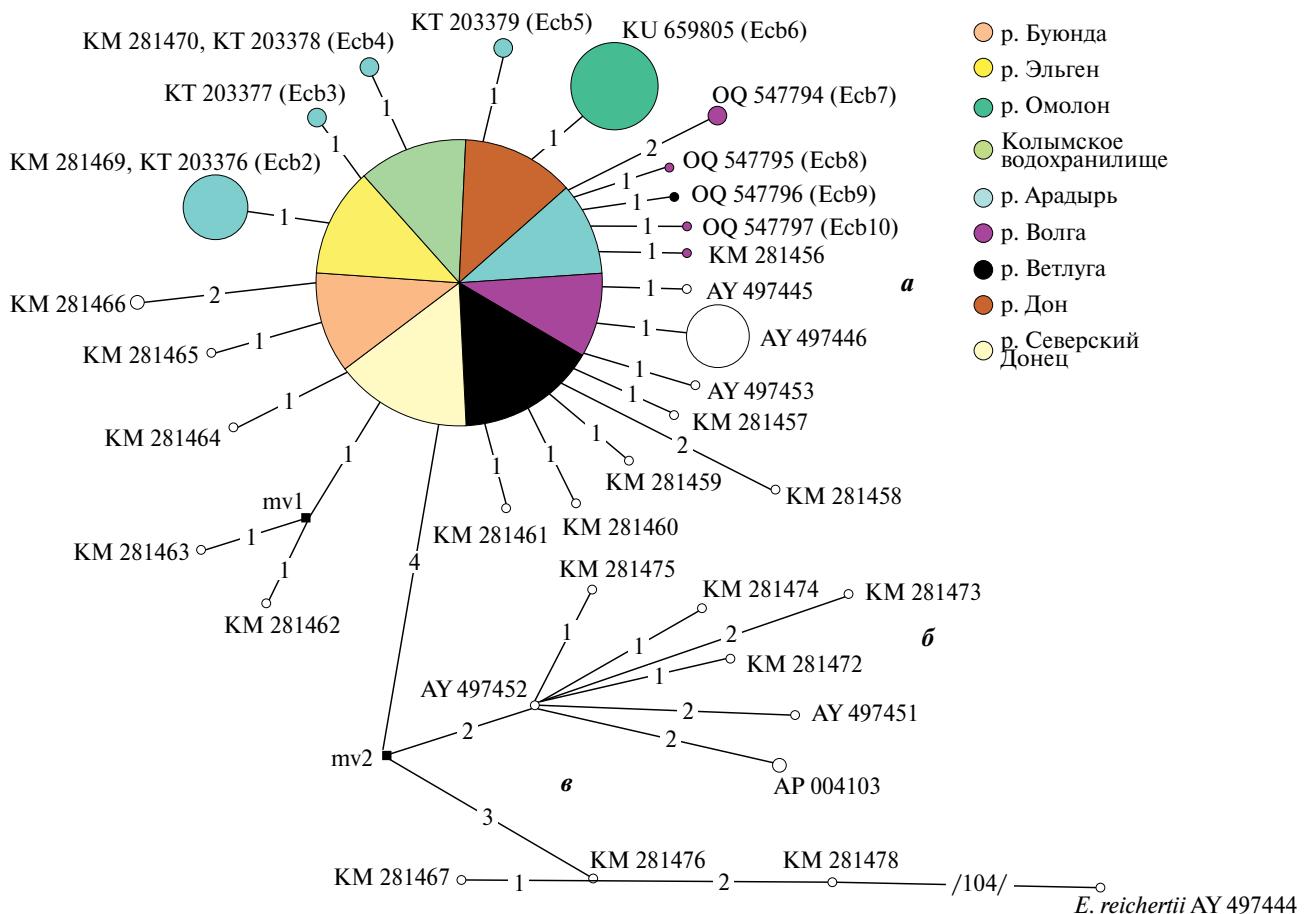


Рис. 3. Медианная сеть гаплотипов гена цитохрома *b* обыкновенной щуки из некоторых рек России и варианты, представленные в GenBank. На ветвях сети цифрами обозначено число мутаций; mv – медианный вектор. Размеры кружков соответствуют количеству гаплотипов. А, Б, В – филогенетические линии.

предположить, что расселение вида могло происходить из этого крупного водного бассейна. Расширению ареала вида способствовали также ледниковые озера, существовавшие в этом регионе в разные геологические периоды [57–60]. Филогенетическая линия Б обыкновенной щуки представлена гаплотипами, которые отмечены у щуки из водоемов Северной Америки, Центральной, Западной Европы и Азорских островов. Они произошли от варианта GenBank, AY497447, обнаруженного у щуки из р. Невы [31]. Несмотря на сложные условия, неоднократно повторявшиеся в истории региона, носители этого гаплотипа смогли выжить и значительно расширить свой ареал. Возможно, их выживанию и распространению способствовали крупные прогляциальные озера. Существование последних подтверждают результаты многочисленных геологических исследований [57–64]. Одни озера подпруживались краем Скандинавского щита, другие – частично Скандинавским и Баренцево-Карским покровом [62]. Среди таких бассейнов было

Балтийское ледниковое озеро, которое играло роль убежища для многих видов рыб. В период отступления ледника оно значительно расширялось в юго-восточном направлении и объединялось с другими многочисленными водоемами [64–66]. Сток из Балтийского ледникового озера в разные исторические периоды осуществлялся через разные проливы. Один из них проходил по территории современной Среднешведской низменности, что способствовало расселению ихтиофауны не только в северную, но и, возможно, в центральную часть Европы, в реках которой обнаружены носители гаплотипов из линии Б. Существование системы прогляциальных озер, занимавших значительные территории [62], видимо, способствовало распространению щуки не только в западном, но и в восточном направлении. Возможно дальнейшее исследование щуки из рек Сибири и Якутии (в настоящий момент мало изученной в молекулярно-генетическом направлении) позволит обнаружить носителей гаплотипов этой линии,

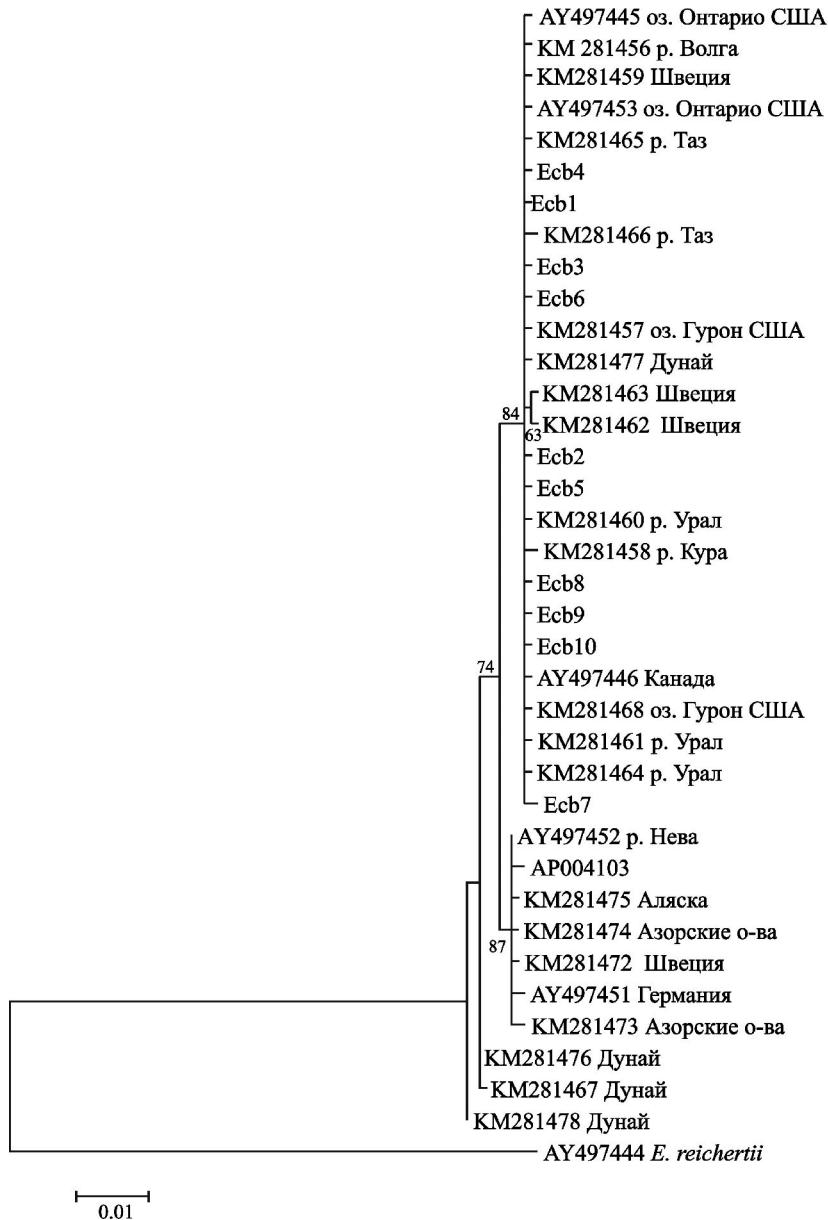


Рис. 4. ML-филогенетическое дерево нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* обыкновенной щуки из некоторых рек России и варианты, представленные в GenBank. В узлах ветвления указаны бутстреп-индексы (> 50%).

прапородители которых, по-видимому, смогли в дальнейшем расселиться в них, а затем проникнуть в Северную Америку через Сибирско-Аляскинский речной комплекс [36]. Генетическая линия А (рис. 3) представлена значительным числом близкородственных гаплотипов с циркумполярным распространением их носителей. Эта линия включает все обнаруженные нами варианты нуклеотидных последовательностей гена *cytb* и целый ряд гаплотипов, характеризующих обыкновенную щуку из рек Европы и Северной Америки. Они являются производными (путем одной или двух мутаций) от

Ecb1 (GenBank, KT203375, KM281455, KM281456, AY497447, AY497449, AY497450). Возможно, носители этого гаплотипа были наиболее многочисленными и экологически более пластичными, что обеспечило им широкое географическое распространение, в том числе и в реки Северной Америки. Генетическая линия А (как и линия Б) имеет выраженную “звездчатую” картину радиации, которая свидетельствует в пользу предположения о быстром и относительно недавнем расселении из ледниковых рефугиумов, которое происходило, по-видимому, волнобразно. Возможно, первая

волна переселения в североамериканские водоемы принадлежала представителям обыкновенной щуки из более архаичной (рис. 3) филогенетической линии Б. Следующая включала носителей гаплотипов из более “молодой” филогенетической линии А. Такое предположение объясняет наличие в североамериканских популяциях обыкновенной щуки гаплотипов, относящихся к обеим филогенетическим линиям, и не противоречит ранее высказанному мнению по поводу ее расселения [1, 4, 9, 10, 31]. Предложенные авторами сценарии расширения ареала обыкновенной щуки носят предположительный характер и могут изменяться по мере проведения дальнейших исследований и накопления данных.

Работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН (№ 1021060707934-2).

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием животных и человека. В качестве биоматериала в работе использовались застекленные фрагменты плавников рыб из ихтиологической коллекции ИБПС ДВО РАН.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сычевская Е.К. Ископаемые щуковидные СССР и Монголии. М.: Наука, 1975. 115 с.
2. Сычевская Е.К. Роль Берингийской суши в расселении щуковидных // Берингия в кайнозое. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 242–258.
3. Gaudnt J. Decouverte du plus ancien representant connu du genre *Esox lucius* L. (Poisson Teleosteen, Esocoidei) dans le Stavpien moyen du bassien d' Art (Vaucluse) // Geol. editer. 1978. V. 5. № 2. P. 257–268.
4. Wilson M.V. Oldest known *Esox lucius* L. (Pisces: Esocidae), part of a new Paleocene teleost fauna from Western Canada // Can. J. Earth Sci. 1980. V. 17. P. 307–312.
5. Сычевская Е.К. Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии. М.: Наука, 1986. 177 с.
6. Хистарова Г.Д. Рыбы из континентальных отложений позднего мела и кайнозоя Центрального и Восточного Казахстана // Ископаемая фауна и флора Центрального и Восточного Казахстана: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1971. Т. 5. С. 57–62.
7. Яковлев В.Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоogeографическое районирование // Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1. № 2(19). Р. 209–220.
8. Яковлев В.Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4. № 1(30). С. 10–22.
9. Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1984. 156 с.
10. Banarescu P. Principles and Problems of Zoogeography. Yugoslavia, Subotica, 1975. 214 p. Translated from: Principii si Probleme de Zoogeografie. Red. Acad. Rep. Soc. Romania, 1970.
11. Новиков А.С. Рыбы реки Колымы. М.: Наука, 1966. 135 с.
12. Кириллов Ф.Я. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 358 с.
13. Черешнев И.А. Происхождение пресноводной ихтиофауны районов Берингии // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 122–145.
14. Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1998. 130 с.
15. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 2. С. 469–925.
16. Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. Определитель пресноводных рыб северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 2001. 129 с.
17. Черешнев И.А. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2008. 324 с.
18. Грунин С.И., Бакланов М.А. Размерная изменчивость внешнеморфологических признаков сеголетков щуки *Esox lucius* L. // Вестн. Перм. гос. ун-та. 2004. Вып. 2: Биология. С. 99–101.
19. Грунин С.И. Динамика популяционных показателей щуки *Esox lucius* L. (Esocidae) р. Анадырь за период 1971–2010 гг. // Изв. ТИНРО. 2014. Т. 179. С. 45–54.
20. Хохлов Ю.Н., Хохлова Ю.Е. Особенности питания обыкновенной щуки *Esox lucius* L. в среднем течении р. Анадырь в осенний период // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2006. № 2. С. 54–58.
21. Грунин С.И., Шестаков А.В. Современное состояние популяции щуки *Esox lucius* L. среднего течения р. Анадырь (Чукотка) // Вопр. рыболовства. 2011. Т. 12. № 3. С. 457–471.
22. Бачевская Л.Т., Переверзева В.В., Агапова Г.А. и др. Генетическое разнообразие популяций щуки обыкновенной *Esox lucius* L. из рек северо-востока России // Изв. РАН. Сер. биол. 2019. № 2. С. 154–161.
doi 10.1134/S0002332919020036
23. Бачевская Л.Т., Переверзева В.В., Агапова Г.А. и др. Генетическая структура обыкновенной щуки (*Esox lucius* L.) из рек северо-востока России // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2020. № 2. С. 98–106.
doi 10.34078/1814-0998-2020-2-98-106

24. Ishiguro N.B., Miya M., Nishida M. Basal euteleostean relationships: A mitogenomic perspective on the phylogenetic reality of the 'Protacanthopterygii' // Mol. Phylogenet. Evol. 2003. V. 27. P. 476–488.
25. Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA-6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0.2.74 // Mol. Biol. Evol. 2013. V. 30. P. 2725–2729. doi 10.1093/molbev/mst197
26. Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinform. Online. 2005. V. 1. P. 47–50.
27. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // Gen. Soc. Am. 1989. P. 585–595.
28. Fu Y., Li W. Statistic test of neutrality of mutations // Genetics. 1993. V. 133. P. 693–709.
29. Fu Y.-X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. 1997. V. 147. P. 915–925.
30. Grande T., Laten H., Lopez J.A. Phylogenetic relationships of extant esocid species (Teleostei: Salmoniformes) based on morphological and molecular characters // Copeia. 2004. V. 4. P. 743–757.
31. Skog A., Vollestad L.A., Stenseth N.C. et al. Circumpolar phylogeography of the northern pike (*Esox lucius*) and its relationship to the Amur pike (*E. reicherti*) // Frontiers Zool. 2014. V. 11. P. 67. doi <http://www.frontiersinzoology.com/content/11/1/67>.
32. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-Joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.
33. Zardoya R., Meyer A. Phylogenetic performance of mitochondrial protein-coding genes in resolving relationships among vertebrates // Mol. Biol. Evol. 1996. V. 13. № 7. P. 933–942.
34. Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. N.Y.: Columb. univ. press, 1987. 512 p.
35. Nei M., Kumar S. Molecular Evolution and Phylogenetics. N.Y.: Oxford univ. press, 2000. 333 p.
36. Линдберг Г.У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 334 с.
37. Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука, 1972. 548 с.
38. Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 1996. 198 с.
39. Баранова Ю.П., Бискэ С.Ф. Северо-восток СССР. М.: Наука, 1964. 350 с.
40. Байрон И.Ю., Миллер В.Г., Минченок В.Д. Развитие низовьев р. Колымы в плейстоцене // Геоморфология. 1977. № 2. С. 44–51.
41. Васьковский А.П. Краткий очерк растительности, климата и хронологии четвертичного периода в верховьях рек Колымы и Индигирки и на северном побережье Охотского моря // Ледниковый период на территории Европейской части СССР и Сибири. М.: Изд-во МГУ, 1959. С. 87–95.
42. Лунсгерггаузен Г.Ф. Геологическая история средней Лены и некоторые вопросы стратиграфии четвертичных отложений Восточной Сибири // Материалы Всес. совещания по изучению четвертич. периода. М.: Изд-во АН СССР, 1961. Ч. 3. С. 209–217.
43. Жуков В.В., Пинчук Л.Я., Пуминов А.П. Палеогеография северо-востока Средне-Сибирского плоскогорья и Лено-Анадырской низменности в кайнозое // Четвертичный период Сибири. М.: Наука, 1966. С. 264–272.
44. Лебедев В.Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1960. 404 с.
45. Горецкий Г.И. Палеопотаиологические эскизы Палео-Дона и Пра-Дона. Минск: Наука и техника, 1982. 248 с.
46. Родзянко Г.Н. История развития долины Дона в плиоцене. Возраст и генезис переуглублений на шельфах и история речных долин. М.: Наука, 1984. С. 64–76.
47. Горецкий Г.И. Аллювий великих антропогенных прарек Русской равнины" М.: Наука, 1964. 415 с.
48. Горецкий Г.И. Формирование долины р. Волги в раннем и среднем антропогене. Аллювий Пра-Волги. М.: Наука, 1968. 412 с.
49. Махров А.А. Снижение эволюционной пластичности в результате филогенетической иммобилизации и его экологическое значение // Сиб. экол. журн. 2019. Т. 26. № 5. С. 491–505. doi 10.15372/SEJ20190501
50. Шмальгаузен И.И. Проблема устойчивости органических форм (онтогенезов) в их историческом развитии // Журн. общей биологии. 1945. Т. 6. № 1. С. 3–25.
51. Bernatchez L., Wilson C. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes // Mol Ecol. 1998. V. 7. P. 431–452.
52. Nesbø C.L., Fosseheim T., Vollestad L.A., Jakobsen K.S. Genetic divergence and phylogeographic relationships among European perch (*Perca fluviatilis*) populations reflect glacial refugia and postglacial colonization // Mol. Ecol. 1999. V. 8. P. 1387–1404. doi: 10.1046/j.1365-294x.1999.00699.x
53. Simonsen K.L., Churchill G.A., Aquadro C.F. Properties of test of neutrality for DNA polymorphism data // Genetics. 1995. V. 141. P. 413–429.
54. Панин А.В., Сидорчук А.Ю., Власов М.В. Мощный поздневалдайский речной сток в бассейне Дона

- // Изв. РАН. Серия географическая. 2013. № 1. С. 118–129.
55. Матлахова Е.Ю., Панин А.В., Беляев В.Р., Борисова О.К. Развитие долины Верхнего Дона в конце позднего плейстоцена // Вестн. МГУ. Серия 5: География. 2019. № 3. С. 83–92.
 56. Miller L.M., Kapuscinski A.R. Historical analysis of genetic variation reveals low effective population size in a northern pike (*Esox lucius*) population // Genetics. 1997. V. 147. P. 1249–1258.
 57. Квасов Д.Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л.: Наука, 1975. 278 с.
 58. Лавров А.С. Позднеплейстоценовые подпрудные озера на северо-востоке Русской равнины // История озер в плейстоцене: Тез. докл. IV Всес. симпоз. по истории озер. Т. 2. Л., 1975. С. 119–127.
 59. Гросвальд М.Г. Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука, 1983. 216 с.
 60. Гросвальд М.Г. Последнее оледенение плейстоцена // Атлас снежно-ледовых ресурсов мира. М. Ин-т географии, 1997. Т. 2. С. 104–139.
 61. Гросвальд М.Г. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. М.: Научный мир, 1999. 120 с.
 62. Гросвальд М.Г. Оледенение Русского Севера и северо-востока в эпоху последнего великого походления: Материалы гляциологических исследований. Вып. 106. М.: Наука, 2009. 153 с.
 63. Liedtke H. Die nordischen Vereisungen in Mitteleuropa. 2te Auflage. Trier: Paulinus-Verlag, 1981. 308 p.
 64. Высоцкий Н.К. Очерк третичных и посттретичных образований Западной Сибири // Геол. иссл. и разведочные работы по линии Сибирской железной дороги. Вып. 5. СПб.: типогр. Стасюлевича, 1896. С. 69–94.
 65. Пирожников П.Л. К вопросу о происхождении северных элементов в фауне Каспия // Докл. АН СССР. 1937. Т. 15. № 8. С. 513–516.
 66. Belt T. The steppes of Southern Russia // Quarterly Journ. the Geol. Soc. of London. 1877. V. 33. P. 843–862.

Genetic Variation and Phylogenetic Relationships of Northern Pike (*Esox lucius* L.) Populations from Some Rivers of Russia

L. T. Bachevskaya¹, V. V. Pereverzeva^{1,*}, A. A. Primak¹, G. A. Agapova¹

¹Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences,
Magadan, 685000 Russia
*e-mail: vvpereverzeva@mail.ru

Data on the structure and variability of the nucleotide sequence of the mtDNA cytochrome *b* gene of the northern pike *Esox lucius* L. from the rivers of the Kolyma, Volga, Don basins and the Anadyr River were obtained. Unique haplotypes were found, indicating limited gene flow between the studied populations. Northern pikes from the Volga and the Anadyr have a high level of genetic diversity. Low genetic diversity was noted in some populations of the Kolyma and Don basins. Phylogenetic analysis of the nucleotide sequences of the cytochrome *b* gene showed the presence of three genetic lines – A, B, V, having a common root of origin. The high level of differentiation of the identified lines is apparently caused by the long-term reproductive isolation of the northern pike in several refugia, which were the source for the circumpolar distribution of this species.

Keywords: northern pike *Esox lucius* L., mitochondrial DNA (mtDNA), cytochrome *b* (*cytb*) gene, genetic variability, phylogenetic analysis.